

| | | | | |
|------------|---|---|---------|---------------------|
| AMAZONIANA | X | 1 | 57 – 62 | Kiel, Dezember 1986 |
|------------|---|---|---------|---------------------|

Verteilung und Verhalten von Segellibellen (Odonata: Libellulidae) während der Trockenzeit in Regenwäldern Panamas

von

Gunnar Rehfeldt

Dr. Gunnar Rehfeldt, Zoologisches Institut der Technischen Universität, Pockelsstraße 10a,
D - 3300 Braunschweig, RFA.

(zur Veröffentlichung angenommen: November 1986)

Distribution and behaviour of Libellulid dragonflies (Odonata: Libellulidae) during the dry season in Panamanian tropical forests

Abstract

The distribution and flight behaviour of libellulid dragonflies was studied in clearings of a low-land, tropical, moist forest on Barro Colorado Island, Panama (January - February 1986). The numbers of individuals and species increases with clearing area. Maximum flight activity up to the canopy is at noon with increasing light intensity. In the afternoon only short flights can be observed near the ground. There are two groups of different coloured libellulids, which are distinguished in their height, kind and density of perching sites. These differences are discussed as strategies to avoid potential predators.

Keywords: Barro Colorado Island, Odonata, Libellulidae, seasonal tropical forest, clearing.

Resumo

Durante o período da seca a quantidade dos animais e espécies das libélulas (Libellulidae) se aumenta em relação à área da clareira. A actividade de voar cresce enormemente. Espécies coloradas de pouca aparência comportam-se de outra maneira de voar e descansar em relação a espécies variegadas. As observações estão discutidas em relação a alimentação e estratégias de evitar hostilidade.

1. Einleitung

Saisonale Regenwälder Panamas zeichnen sich durch eine ausgeprägte Trockenzeit von Mitte Dezember bis Ende April aus, in der bei einem Jahresniederschlag von 2500 mm nur 100 mm Regen fällt (CROAT 1978; WILLIAM et al. 1982). Sie bestimmt wesentlich Rhythmen, Phänologie und Produktion von Pflanzen und Tieren. Es fliegen weniger Insekten, Säuger und Vögel stellen ihre Fortpflanzungsaktivität überwiegend ein, viele große Bäume verlieren ihre Blätter. Erst mit den Regenfällen im Mai zeigt sich neues Laub, viele Bäume blühen, und die Insektdichte nimmt schlagartig zu (vgl. WOLDA 1978; LEIGH et al. 1982).

Während der Trockenzeit verschwinden viele Reproduktionsgewässer für Libellen. Pfützen und Tümpel sowie die kleineren Bäche trocknen aus. Odonaten passen sich diesen extremen Bedingungen durch die Wahl spezifischer Eiablageplätze wie Baumhöhlen an (FINCKE 1984) oder überdauern die trockene Jahreszeit in einer Ruhephase. Bei Libelluliden wird dies von MORTON (1977) für *Erythrodiplax funerea* angegeben. MAY (1979) erwähnt weitere Arten, darunter *E. umbrata* und *Uracis fastigiata*. Die Imagines zeigen während der Trockenzeit eine blasse, bräunliche Färbung, die sich zu Beginn der Regenzeit stark intensiviert, wenn die Libellen ihre Ruhe- und Nahrungshabitate im Regenwald verlassen und geeignete Fortpflanzungsgewässer aufsuchen.

Genauere Angaben zu den Aufenthaltsorten, zur Verteilung und zum Verhalten der Libelluliden im Regenwald fehlen bisher. Während eines Aufenthaltes auf Barro Colorado Island, Panama, im Januar/Februar 1986 konnten hierzu Beobachtungen und Zählungen erfolgen.

2. Untersuchungsgebiet

Die Untersuchung erfolgte im Naturreiservat Barro Colorado Island in der Panama-Kanalzone, einer 1560 ha großen Insel im Gatun See. Sie ist von einem feuchten Flachland-Regenwald bedeckt, dessen jüngere Teile etwa 60 Jahre, die älteren etwa 130 Jahre alt sind. Der Erfassungszeitraum vom 20. Januar bis 4. Februar liegt kurz vor dem Höhepunkt der Trockenzeit im März, so daß selbst größere Bäche der Insel nur noch wenig Wasser führten. Der Wald wird von einem Wegenetz mit einer Länge von 37 km durchzogen, das im Abstand von 100 m Markierungen zur Standortsbestimmung aufweist (vgl. CROAT 1978 u. a.).

3. Material und Methode

Zählungen von Libellen erfolgten längs der Wege auf größeren Lichtflecken und Lichtungen. Bei den meisten Individuen wurden Sitzhöhen und die Art der Sitzwarte bestimmt, an Einzeltieren wurde die Zahl der Aufflüge in 5 Minuten-Intervallen registriert bzw. die Aufflugzeit gemessen. Die Fläche der Lichtungen wurde aus Distanzbestimmungen mittels langbrennweitiger Fotoobjektive errechnet, ihre Entfernung zum Seeufer (Luftlinie) auf einer Karte (Maßstab 1 : 25000) ermittelt. Hinsichtlich struktureller Merkmale wurde besonders auf das Sitzwartenangebot geachtet, d. h. auf umgestürzte Bäume und Pioniervegetation in der Streuschicht (BROKAW 1982, zu den Lichtverhältnissen siehe auch SHELLEY 1982). Eigene Messungen der Lichtintensität erfolgten mit einem Luxmeter "Omnilab".

4. Ergebnisse

Artenzusammensetzung, Größe und See-Entfernung der 30 untersuchten Lichtungen sind der Tabelle 1 zu entnehmen.

Häufigste Art ist *Rhodopygia hinei* mit einem Geschlechterverhältnis von $\delta : \varphi = 1,4 : 1$ ($n = 52$), gefolgt von *Erythrodiplax funerea* ($n = 19$) und *E. umbrata* ($n = 5$). Die übrigen Libelluliden wurden lediglich vereinzelt im Wald nachgewiesen, *Orthemis ferruginea* besonders auf der Laboratoriumslichtung, *Dythemis multipunctata* lokal an einem wasserführenden Bach. Als weitere Anisopterenarten traten in Bodennähe lediglich *Gynacantha membranalis*, lokal auch *G. tibiata* in Erscheinung.

Individuen- und Artenzahl steigen mit der Lichtungsgröße ($r_s = 0,67$ bzw. $r_s = 0,69$; $p < 0,001$). Eine Beziehung zur See-Entfernung besteht nicht. Die maximale Libellulidendichte liegt bei 2,7 Ind./100 m². Umgestürzte Bäume, die bevorzugt als Sitzwarten genutzt werden, liegen überwiegend auf den größeren Lichtungen (im Mittel 127,1 m² bei einem Gesamtdurchschnitt von 78,3 m²).

Die Anisopterenarten der Lichtungen zeigen ein deutliches Aktivitätsmaximum in der Mittagszeit, wenn ab etwa 11.30 Uhr größere Lichtflecken in Bodennähe auftreten. Messungen der Lichtintensität betragen in der Sonne 40000 - 105000 lux, im Schatten unter 5000 lux. Zwischen 12.00 - 14.00 Uhr wurde für *Erythrodiplax funerea* $19,2 \pm 8,4$ sec/5 Min. Beobachtungszeit ($n = 6$; \pm Standardabweichung) für Aufflüge gemessen, bei denen es sich wohl überwiegend um Nahrungsflüge handelt. Die Registrierung ist schwierig, da die Tiere meist über 3 m hoch sitzen und bis in die Kronenregion des Waldes fliegen. Zwischen 15.00 - 17.00 Uhr – Einsetzen der Dämmerung um 18.00 Uhr – wurden $2,5 \pm 2,67$ sec/5 Min. ermittelt ($n = 15$). Die Aufflüge sind nur kurz, meist handelt es sich um Sitzwartenwechsel (62,1 %). Aggressive Interaktionen wurden bei *Erythrodiplax* nicht beobachtet, obwohl die Tiere in wenigen cm Abstand zueinander sitzen können. $\delta\delta$ von *Rh. hinei* vertrieben einander hingegen mehrfach von ihren Sitzwarten.

Entsprechend ihrer Färbung und der Art ihrer Sitzwarten lassen sich die nachgewiesenen Libelluliden in zwei Gruppen gliedern: die blaß-bräunlich gefärbten *Erythrodiplax spec.* und *Uracis fastigiata* im Gegensatz zu den bunt gefärbten Arten *Rh. hinei*, *O. ferruginea* und *D. multipunctata*. Beide Gruppen unterscheiden sich in ihren mittleren Sitzhöhen signifikant (kryptisch gefärbte Arten: $39,0 \pm 30,9$ cm; $n = 18$; bunt gefärbte Arten: $82,9 \pm 71,3$ cm; $n = 31$; Mann-Whitney-Rangtest, $p < 0,001$). Als Sitzwarten werden von *Rh. hinei* u. a. vermehrt grüne Blätter oder herabhängende Zweige genutzt, während *Erythrodiplax* u. a. stärker auf abgestorbenen Ästen oder Stämmen umgestürzter Bäume sitzen, vereinzelt auch auf Laub am Boden (Tabelle 2). Kontrollgänge zeigen, daß diese Sitzplätze bis zum Einbruch der Dunkelheit beibehalten werden.

Tabelle 1: Größe, Lage und Libellenartenzusammensetzung der Lichtungen (*Rh* = *Rhodopygia hinei* CALVERT, *Ef* = *Erythrodiplax funerea* (HAGEN), *Eu* = *Erythrodiplax umbrata* (L.), *Ek* = *Erythrodiplax kimminsi* BORROR, *Uf* = *Uracis fastigiata* (BURMEISTER), *Of* = *Orthemis ferruginea* (FABRICIUS), *Dm* = *Dythemis multipunctata* KIRBY).

| Nr. | Fläche (m ²) | See-Ent- fernung (m) | umgestürzte Bäume | Arten- zahl | Libellulidenarten (Ind.) | | | | | | |
|-----|-----------------------------|----------------------------|----------------------|----------------|--------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| | | | | | <i>Rh</i> | <i>Ef</i> | <i>Eu</i> | <i>Ek</i> | <i>Uf</i> | <i>Of</i> | <i>Dm</i> |
| 1 | 120 | 700 | + | 4 | 1 | | 1 | | 1 | 1 | |
| 2 | 25 | 800 | + | 3 | 1 | 1 | 1 | | | | |
| 3 | 70 | 700 | + | 3 | 3 | 3 | | | | | |
| 4 | 400 | 300 | + | 5 | 3 | 2 | 1 | | | 2 | |
| 5 | 50 | 600 | | 1 | 1 | | | | | | |
| 6 | 75 | 600 | | 3 | 2 | 1 | | | | 1 | |
| 7 | 15 | 900 | | 1 | 1 | | | | | | |
| 8 | 15 | 1100 | | 1 | 1 | | | | | | |
| 9 | 50 | 1100 | | 1 | 1 | | | | | | |
| 10 | 250 | 1000 | + | 1 | 2 | | | | | | |
| 11 | 100 | 1000 | | 2 | 2 | 1 | | | | | |
| 12 | 30 | 900 | | 1 | 1 | | | | | | |
| 13 | 150 | 400 | | 2 | 1 | 1 | | | | | |
| 14 | 50 | 400 | | 2 | 2 | 1 | | | | | |
| 15 | 65 | 300 | + | 2 | 2 | | | | 1 | | |
| 16 | 100 | 400 | + | 2 | 5 | 3 | | | | | |
| 17 | 25 | 600 | | 1 | 1 | | | | | | |
| 18 | 95 | 300 | + | 2 | 3 | 1 | | | | | |
| 19 | 10 | 400 | | 1 | | 1 | | | | | |
| 20 | 100 | 600 | + | 2 | 1 | | 1 | | | | |
| 21 | 15 | 400 | | 1 | 2 | | | | | | |
| 22 | 10 | 400 | | 1 | 2 | | | | | | |
| 23 | 10 | 800 | | 1 | 1 | | | | | | |
| 24 | 90 | 900 | + | 4 | 3 | 2 | 1 | 1 | | | |
| 25 | 40 | 400 | | 2 | 2 | | | | | | |
| 26 | 15 | 1000 | | 1 | 2 | | | | | | |
| 27 | 70 | 900 | | 2 | 1 | 1 | | | | | |
| 28 | 35 | 400 | | 1 | 1 | | | | | | |
| 29 | 140 | 800 | + | 3 | 3 | 1 | | | | | 3 |
| 30 | 30 | 700 | | 1 | 1 | | | | | | |

Tabelle 2: Sitzwarten unterschiedlich gefärbter Libellengruppen.

| | Art der Sitzwarte | | | |
|------------------------------|-------------------|----------|------------------------------|--------------------------|
| | n | Boden | trockene Äste/ Baumstämme | grüne Blätter/ Zweige |
| bunt gefärbte Arten | | | | |
| <i>Rhodopygia hinei</i> ♂ | 54 | 0 | 29 | 25 |
| <i>Orthemis ferruginea</i> | | | (53,7 %) | (46,2 %) |
| unauffällig gefärbte Arten | | | | |
| <i>Erythrodiplax funerea</i> | 18 | 2 | 14 | 2 |
| <i>Erythrodiplax umbrata</i> | | (11,1 %) | (77,7 %) | (11,1 %) |
| <i>Uracis fastigiata</i> | | | | |

5. Diskussion

Die Nahrungsarmut während der Trockenzeit einerseits und der große Feinddruck auf Insekten des Regenwaldes in Bodennähe andererseits erfordern spezifische Anpassungen. Libellenarten, die wie die meisten Libelluliden ihre Körpertemperatur vornehmlich ethologisch, d. h. durch Ausrichten des Körpers zur Sonne regulieren (vgl. MAY 1979), sind für eine erhöhte Flugaktivität auf sonnige Bereiche des Regenwaldes angewiesen (SHELLY 1982). Die untersuchten Arten bevorzugten daher größere Lichtungen mit frühzeitiger und intensiver Sonneneinstrahlung, die ihnen darüberhinaus in Form umgestürzter Bäume eine Vielzahl geeigneter Sitzwarten bieten. In der Mittagszeit nimmt die Flugaktivität stark zu, und die Sitzplätze verlagern sich bis in die Kronenregion der Bäume. Hier dürfte das Nahrungsangebot am größten sein, denn nach SUTTON et al. (1983) zeigt die Vertikalverteilung von Insekten im panamesischen Regenwald eine leichte Dichtezunahme nach oben.

Mit zunehmender Beschattung nimmt die Flugaktivität in den Nachmittagsstunden trotz Temperaturen über 30 °C wieder deutlich ab, die Sitzplätze verlagern sich in die Bodenregion. Kryptische Färbungen und passive Verhaltensweisen als Mechanismen zur Feindvermeidung sind für eine Vielzahl anderer Insektenarten am Grund des Regenwaldes beschrieben (z. B. YOUNG 1971). So halten sich auch die grau-bräunlich gefärbten Libellenarten (*Erythrodiplax*, *Uracis*) dicht über dem Boden auf oder sitzen an abgestorbenen Ästen und Baumstämmen, wodurch ihre Tarnwirkung erheblich unterstützt wird. Oftmals finden sich mehrere Tiere dichter beisammen. Interaktionen fehlen. Dieses Verhalten zeigen auch die gelb-braunen ♀♀ von *Rh. hinei* (Sitzwartenhöhe 50,0 ± 42,5 cm, n = 14), während die auffallend gefärbten ♂♂ zu einem weitaus größeren Teil einzeln, höher in dichter Vegetation sitzen. Hierdurch verringern sie offensichtlich die Wahrscheinlichkeit, von Freßfeinden entdeckt zu werden. Die größeren Individualdistanzen scheinen durch aggressive Interaktionen geregelt zu werden.

Für einige Libellenarten ist bekannt, daß sie mehrere Monate lange Ruhephasen im Jugendstadium überdauern (CORBET 1980). Färbungsänderungen und Verhalten sprechen auch bei *Erythrodiplax* und *Uracis* für einen derartigen Entwicklungsverlauf. Zumindest *Rhodopygia* und *Orthemis* waren während der Untersuchungszeit jedoch bereits voll aus-

gefärbt und auch ihre intraspezifischen Interaktionen deuten darauf hin, daß es sich bei ihnen möglicherweise bereits um adulte Tiere handelte.

6. Zusammenfassung

Von Januar – Februar 1986 wurden auf Lichtungen in einem feuchten Flachland-Regenwald auf Barro Colorado, Panama, Beobachtungen und Zählungen zur Verteilung und zum Flugverhalten von Segellibellen durchgeführt. Individuen- und Artenzahl nehmen mit der Lichtungsgröße zu. In der Mittagszeit steigt die Flugaktivität mit zunehmender Lichtintensität sprunghaft an, die Sitzwarten werden bis in die Kronenregion verlagert. Am Nachmittag ist wieder eine starke Abnahme zu verzeichnen. Zwischen zwei Gruppen kryptisch und bunt gefärbter Arten lassen sich Unterschiede in der Sitzhöhe, in der Art der Sitzwarte und in der Dichte ruhender Tiere feststellen. Die Beobachtungen werden im Hinblick auf Nahrungserwerb und Strategien zur Feindvermeidung diskutiert.

7. Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Frau Dr. O. Fincke (St. Louis, Missouri) für die Hilfe bei der Bestimmung der Libellen.

8. Literatur

- BROKAW, N. V. L. (1982): Treefalls, frequency, timing and consequences.- In: LEIGH, E. G. Jr. et al. (eds.): The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes.- Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- CORBET, P. S. (1980): Biology of Odonata.- Ann. Rev. Entomol. **25**: 189 - 217.
- CROAT, T. B. (1978): Flora of Barro Colorado Island.- Stanford University Press, Stanford, Calif.
- FINCKE, O. M. (1984): Giant damselflies in a tropical forest: reproductive biology of *Megaloprepus coerulatus* with notes on *Mecistogaster* (Zygoptera: Pseudostigmatidae).- Adv. Odonatol. **2**: 13 - 27.
- LEIGH, E. G. Jr., RAND, A. S. & D. M. WINDSOR (eds.) (1982): The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes.- Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- MAY, M. L. (1979a): Lista preliminar de nombre y clave para identificar los Odonata (caballitos) de la Isla de Barro Colorado (I. B. C.).- Cuadernos de ciencias. Editorial Universitaria. Panama: 1 - 52.
- MAY, M. L. (1979b): Energy metabolism of dragonflies (Odonata: Anisoptera) at rest and during endothermic warm-up.- J. Exp. Biol. **83**: 79 - 94.
- MORTON, E. S. (1977): Ecology and behavior of some Panamanian Odonata.- Proc. Ent. Soc. Wash. **79**: 273.
- SHELLY, T. E. (1982): Comparative foraging behavior of light-versus shade-seeking adult damselflies in a lowland neotropical forest (Odonata: Zygoptera).- Physiol. Zool. **55**: 335 - 343.
- SUTTON, S. L., ASH, C. P. J. & A. GRUNDY (1983): The vertical distribution of flying insects in lowland rain-forests of Panama, Papua New Guinea and Brunei.- Zool. J. Linn. Soc. **78**: 287 - 297.
- WILLIAM, D. E., WINDSOR, D. M. & T. DUNNE (1982): Geology, climate and hydrology of Barro Colorado Island.- In: LEIGH, E. G. Jr. et al. (eds.): The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes.- Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- WOLDA, T. B. (1978): Seasonal fluctuations in rainfall, food, and abundance of tropical insects.- J. Anim. Ecol. **47**: 369 - 381.
- YOUNG, A. M. (1971): Wing coloration and reflectance in *Morpho* butterflies as related to reproductive behavior and escape from avian predators.- Oecologia **7**: 209 - 222.